

어류의 활동 주기성과 수면 행동 연구 Review 및 Pilot Study

박하영 · 이원영 · Chung-Der Hsiao¹ · Mahmood Yousaf² · 송미해³ · 이근수³ · 강필준³ · 오승용^{3*}

극지연구소 빙하지권연구본부, ¹Bioscience Technology Department, Chung Yuan Christian University, ²Biomedical Engineering Department, Chung Yuan Christian University, ³한국해양과학기술원 해양생명자원연구부

Review of Circadian Activity and Sleep Behavior in Fish and a Pilot Study

Ha Young Park, Won Young Lee, Chung-Der Hsiao¹, Mahmood Yousaf², Mihae Song³, Geun Su Lee³, Pil Jun Kang³ and Sung-Yong Oh^{3*}

Division of Glacier & Earth Sciences, Korea Polar Research Institute, Incheon 21990, Republic of Korea

¹Department of Bioscience Technology, Chung Yuan Christian University, Chung-Li 32023, Taiwan

²Department of Biomedical Engineering, Chung Yuan Christian University, Taoyuan 320314, Taiwan

³Department of Marine Biotechnology & Bioresource Research, Korea Institute of Ocean Science & Technology (KIOST), Busan 49111, Republic of Korea

Animals, including fish, regulate their activity and sleep patterns via an endogenous circadian clock. Sleep is a universal phenomenon across taxa, including humans, and it serves multiple functions such as neural recovery, metabolic regulation, and immune maintenance. However, sleep in fish is difficult to define solely based on behavior; therefore, physiological and genetic indicators have commonly been used in parallel to characterize sleep-like states. These investigations were conducted primarily in a laboratory setting using video-based tracking systems. In this study, methods for assessing fish activity and sleep were reviewed, and these approaches were applied to black and red seabream to evaluate their circadian activity patterns. Both the species exhibited stable daily activity rhythms under controlled laboratory conditions. These findings provide baseline information that can contribute to understanding the behavioral and physiological responses of aquaculture species to rising seawater temperatures associated with climate change, and to the development of appropriate management strategies.

Keywords: Circadian rhythm, Sleep behavior, Fish sleep, Activity rhythm, Locomotor analysis

서론

수면과 활동 리듬은 해파리에서 인간에 이르기까지 대부분의 동물에서 나타나는 핵심적인 생리 및 행동 특성이다(Randler, 2014; Anafi et al., 2019). 이러한 리듬은 개체의 물질대사(Bass and Takahashi, 2010), 생존(Siegel, 2005), 번식(Revel et al., 2006)과 직결되는 중요한 요소이며, 다양한 환경 조건에서 에너지를 조절하고 생태적 요구를 충족하는데 중요한 역할을 한다(Pittendrigh and Minis, 1964; Shahkar et al., 2015). 어류 역시 일주기성(circadian rhythm), 조석성(tidal rhythm), 계절성(seasonality) 등 다양한 시간 스케일에서 활동 주기성을 보이며, 이러한 리듬은 먹이 섭취, 포식 회피, 이동 및 성장 등 주

요 행동 생태와 밀접하게 연관된다(Gibson, 1973; Hurd et al., 1998; Sánchez-Vázquez et al., 1998; Rillahan et al., 2021). 수면은 단순한 휴식이 아니라 신경계 회복, 기억 공고화, 면역기능 유지 그리고 에너지 대사 조절 등 다차원적 기능을 수행한다는 사실이 포유류, 조류 및 무척추동물 등 다양한 분류군에서 제시되면서(Stickgold, 2005; Patti et al., 2010; Garbarino et al., 2021), 어류 수면 연구 역시 진화생물학, 생리학 그리고 생태학을 포함한 융합 연구 주제로 부상하고 있다(Duboué et al., 2011; Jaggard et al., 2018; Leung et al., 2019). 따라서 어류의 서식 환경과 연계한 활동 주기성과 수면 행동을 이해하는 것은 개별 종의 행동 전략뿐 아니라 진화적 기원과 적응적 의미를 규명하는 데 중요한 단서를 제공한다.

*Corresponding author: Tel: +82. 51. 664. 3310 Fax: +82. 51. 955. 3981

E-mail address: syoh@kiost.ac.kr



This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/>) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

<https://doi.org/10.5657/KFAS.2025.0629>

Korean J Fish Aquat Sci 58(6), 629-642, December 2025

Received 30 November 2025; Revised 8 December 2025; Accepted 11 December 2025

저자 직위: 박하영(연구원), 이원영(연구원), Chung-Der Hsiao(교수), Mahmood Yousaf(학생), 송미해(기능원), 이근수(기술원), 강필준(기술원), 오승용(연구원)

그러나 어류의 활동 주기성(circadian activity)과 비활동기의 수면(sleep) 행동은 포유류에 비해 상대적으로 늦게 주목받기 시작했으며(Kelly et al., 2020), 대부분의 연구는 빛, 온도와 같은 개별 환경 요인이 어류의 대사와 행동 특성에 미치는 영향에 대한 관찰로 실험실을 중심으로 이루어졌다(López-Olmeda et al., 2006; Steinhausen et al., 2008; Beale et al., 2013; Kelly et al., 2022; Pintos et al., 2024). 실험실에서 수행된 연구는 실제 생태계와 양식 환경에서의 행동 리듬을 설명하는 데 한계가 있으며(Dominoni et al., 2017; Kondo et al., 2025), 자연과 양식 환경에서 어류의 활동 주기성과 수면 행동에 대한 통합적 연구는 매우 부족한 실정이다. 이는 수중 환경에서 행동 관찰과 생리 신호 측정의 기술적 한계, 어류 종 간 상이한 생태·형태적 특성, 그리고 어류 수면의 개념적 정의가 복잡하게 작용한 결과로 볼 수 있다. 하지만, 이러한 한계에도 불구하고 최근에는 기술 발전을 통해 일부 제약이 점차 극복되고 있다. 뇌파, 심박 및 움직임 센서 기반 측정 기술의 소형화와 이미지 기반 행동 분석 기법이 발전하면서, 어류를 포함한 비포유류에서 수면 행동을 정량적으로 규명할 수 있는 새로운 전기를 마련하였다(Steinhausen et al., 2008; Kelly et al., 2021; Albeck et al., 2022; Lesku et al., 2024).

수면과 활동 리듬은 생체 시계와 호르몬 분비 같은 내부 요인 뿐만 아니라 광주기와 수온 등 외부 환경 요인의 영향에 따라 달라진다(Eriksson and Veen, 1980; Norman et al., 2024). 이러한 외부 요인 중에서도 환경 변화는 수면 및 활동 리듬 조절에 주요한 교란 요인으로 작용할 수 있다. 전 지구적 기후변화로 인한 해수 온난화는 어류의 계절적 패턴이 변해 생태계 붕괴로도 이어질 수 있으며, 이는 어류 생리와 행동 전반에 영향을 미쳐 양식업에도 부정적 결과를 초래하는 요인으로 대두되고 있다(Lee et al., 2018, 2024). 체온 조절 능력이 제한적인 어류의 경우 수온은 대사율, 성장 속도, 먹이 섭취 및 소화 효율, 산소 소비량 등 기본적인 생리 기능뿐만 아니라 활동성과 휴식 패턴, 즉 수면과 활동 리듬을 좌우하는 핵심 환경 인자이다(López-Olmeda et al., 2006; Steinhausen et al., 2008; Sandersfeld et al., 2015).

한반도 연안 해역에서 이뤄지고 있는 해상 가두리 내 양식 어류는 제한된 공간, 높은 사육 밀도, 인위적 조명과 먹이 공급 및 반복적인 핸들링 등 자연 생태계와는 다른 스트레스 요인에 지속적으로 노출되고 있다(Barton et al., 1988; Hur et al., 2018; Lee et al., 2018; Han et al., 2024). 이러한 양식 환경과 기후변화로 인한 지속적인 수온 상승이 동시에 작용할 경우, 양식어종의 대사 조절 부담이 커져 수면이 분포하는 시간대와 활동 패턴에 교란이 나타날 수 있다(Brett, 1971; Nadermann et al., 2019). 특히 충분한 수면이 확보되지 않거나 생물학적 리듬과 상이한 시간대에 먹이 섭취와 활동이 반복되면 스트레스 증가, 사료효율 감소, 성장을 저하, 면역력 약화 그리고 질병 감수성 증가 등으로 이어져 개체 수준에서의 건강성과 생존율이 감소하고 나아가 개체군 및 군집 구조에도 영향을 줄 수 있다(Elliott

and Elliott, 2010; Higham et al., 2015; Toni et al., 2019). 따라서 양식 어종의 활동 주기성과 수면 행동을 이해하고, 이를 기반으로 적정 수온, 조명 주기 및 먹이 공급 시점 등을 설계하는 것은 생산성과 동물 복지를 동시에 달성하기 위한 핵심 과제라 할 수 있다.

그럼에도 불구하고, 기존 어류 연구는 성장, 사료효율, 질병 관리 및 소음 반응 등 생산성 중심으로 이루어졌으며, 일주기 리듬에 따른 사료 공급 시각이나 광주기 등 어류의 생물학적 주기성을 양식 관리에 반영해 성장과 사료효율을 개선하려는 시도는 일부 연구에 한정적이다(Hossain et al., 2001; Biswas et al., 2005; Heo, 2021). 일부 어종을 대상으로 한 일주기 리듬 및 수면 유사 행동을 다룬 연구는 증가하고 있으나(Yokogawa et al., 2007; Zhdanova et al., 2008; Sigurgeirsson et al., 2013; Árnason et al., 2015; Leung et al., 2019), 실제 양식 어종을 대상으로 산업 현장 조건에 이를 적용한 사례는 드문 편이다. 특히 기후변화 시나리오에 따른 수온 상승 조건에서 양식 어종의 수면 행동이 어떻게 변화하는지, 이러한 변화가 성장, 스트레스, 면역 및 생존율 등에 어떤 연쇄적인 영향을 미치는지를 규명한 생리·생태적 연구는 아직 초기 단계에 머물러있다(Crawford et al., 2024). 즉, 양식 어종의 수면 및 활동 리듬 연구를 통해 기후변화 대응 전략과 생산성 향상을 동시에 모색할 잠재력이 있음에도 불구하고, 이를 뒷받침할 기초 자료와 검증된 사례가 부족함을 의미한다.

이에 본 연구에서는 어류의 활동 주기성과 수면 행동에 대한 기존 연구 사례를 정리하고 이를 기후변화에 따른 해수온 상승이라는 환경 변화와 연계해 재조명하고자 한다. 더불어 양식 어종을 대상으로 특정 수온 조건에서 활동성과 수면 행동을 탐색하는 pilot study를 통해 수면 및 활동 주기성 지표가 양식 환경에서 활용 가능한 새로운 생리·행동 기반 관리 도구가 될 수 있는지 그 가능성을 검토하고자 한다. 이러한 접근은 (1) 어류 수면 및 활동 리듬의 진화적·생리적 이해를 확장하고, (2) 해양 온난화에 따른 어류 적응 메커니즘 연구에 기여하며, (3) 궁극적으로는 양식 시스템 설계와 운영 지침에 수면 및 활동 주기성 개념을 도입하는 데 필요한 기초 자료를 제공하는 것을 목적으로 한다. 나아가 본 연구는 양식어종의 건강성과 복지를 고려한 지속 가능한 수산 양식 전략 수립에 있어, 수면이라는 보편적 생리 과정이 갖는 중요성을 부각시키는 계기를 마련하고자 한다.

광주기 변화에 따른 어류 활동 주기성 및 수면 측정 연구 사례

어류 활동 주기성 연구는 실험 모델로 확립된 제브라피쉬(zebrafish *Danio rerio*)를 중심으로 빠르게 발전해 왔다(Cahill et al., 1998; Hurd et al., 1998; López-Olmeda et al., 2006; Cavallari et al., 2011; Krylov et al., 2021; Di Rosa et al., 2024). 제브라피쉬는 짧은 생활사와 유전체 정보의 축적 등으로 인해 발달 단계별 행동 추적 및 유전자 변형 등에 용이한 어류로 알려

져 있다. 특히나 유생 단계에서 투명한 몸체를 가지고 있어 심박수나 혈류와 같은 생리 반응을 직접 관찰할 수 있으며, 형광 유전자 변형을 통해 조직 내 생리 활성 변화를 용이하게 추적할 수 있다. 이러한 특성으로 인해 제브라피쉬는 광주기 변화에 따른 일주기 활동, 수면 및 각성 패턴을 정량적으로 규명하는데 널리 활용되어 왔다(Kimmel et al., 1995). 동물의 일주기성 행동을 조절하는 체내 일주기 시계는 주로 낮 밤의 주기 즉, 빛의 세기에 적응 및 반응하여 대사활동과 행동 리듬을 극적으로 변화시킨다(Cavallari et al., 2011; Ben-Moshe Livne et al., 2016).

상어와 가오리 등 연골어류를 대상으로 한 연구의 경우 가속도 센서, 수심 센서 등을 활용해 야생 또는 준야생(semi-wild) 환경에서의 일중 활동성, 야행성-주행성 여부 및 조식 주기와 연계된 이동 패턴을 분석하였다(Whitney et al., 2007; Lesku et

al., 2024). 이러한 연구는 특정 상어와 가오리 종이 낮 동안 비교적 낮은 활동을 보이다가 밤에 포식 및 탐색 행동을 강화하는 등 환경요인에 따른 하루 주기의 명확한 활동 리듬을 보여준다(Whitney et al., 2007). 이와 같은 연구들은 제브라피쉬와 연골어류를 포함한 서로 다른 분류군에서 활동 주기성과 수면 유사 행동이 빛, 수온, 포식압 등과 같은 환경 요인에 따라 어떻게 조절되는지를 보여주며, 어류 수면과 활동 패턴 연구의 중요한 비교 기반을 제공하였다. 다양한 광주기 조건에서 어류의 활동 주기성과 수면의 연구는 어류 활동량 및 특정 자세 관찰을 측정하는 행동 기반의 연구들이 이루어지고 있다(Table 1).

해수온 변화에 따른 어류 활동 측정 연구 사례

해수온 변화를 가정한 실험적 접근은 주로 수온 조절이 가능

Table 1. Case studies on circadian rhythms and sleep behavior of fish under varying photoperiods

| Species | Analysis | Reference |
|--|--|---|
| Shark | School shark <i>Galeorhinus galeus</i> | Measurement of swimming distance, speed, and movement activity patterns under 12:12 LD conditions Kelly et al. (2020) |
| | Smooth-hound <i>Mustelus lenticulatus</i> | |
| | Spiny dogfish <i>Squalus acanthias</i> | |
| | Port jackson <i>Heterodontus portusjacksoni</i> | Measurement of swimming distance, speed, and movement activity patterns under 12:12LD conditions Kelly et al. (2020) |
| | | After 24-48 hours of video recording Define of inactivity sleep (≥5 minutes) and postural stability, and recovery sleep Kelly et al. (2021) |
| | Draughtsboard shark <i>Cephaloscyllium isabellum</i> | Measurement of swimming distance, speed, and movement activity patterns under 12:12LD conditions Kelly et al. (2020) |
| | | After 24-48 hours of video recording Define of inactivity sleep (≥5 minutes) and postural stability, and recovery sleep Kelly et al. (2021) |
| Medaka <i>Oryzias latipes</i> | Analysis of activity and spawning rhythms by manipulating feeding time under LD conditions | Weber and Spieler (1987) |
| Zebrafish <i>Danio rerio</i> | Circadian rhythm analysis after measuring activity under LD and DD conditions | Hurd et al. (1998) |
| | Circadian rhythm analysis after measuring activity under LD and DD conditions | Cahill et al. (1998) |
| | Circadian rhythm analysis after feeding time manipulation | Di Rosa et al. (2024) |
| | Sleep assessment based on inactivity, hyporesponsiveness, and eye movement | Árnason et al. (2015) |
| | Analysis of activity and sleep-wake rhythm under LD, LL, and DD conditions | Sigurgeirsson et al. (2013) |
| Schooling fish <i>Tilapia mossambica</i> | Sleep assessment using nocturnal inactivity, decreased reactivity, and resting posture | Shapiro and Hepburn (1976) |
| Banded knifefish <i>Gymnotus carapo</i> | Sleep analysis using EOD frequency changes and inactivity indicators | Stopa and Hoshino (1999) |
| Mediterranean rainbow wrasse <i>Coris julis</i> | Assessment of sleep-like behavior using nocturnal hiding in sand and reduced movement | Videler et al. (1988) |

LD, Light-dark cycle; DD, Constant darkness; LL, Constant light; EOD, Electric organ discharge.

한 실내 수조 시스템 또는 제작된 수조 챔버에서 이루어져 왔다(Vera et al., 2023). 특히 실험 모델 어종으로 확립된 제브라 피쉬를 대상으로 온난화 시나리오에서 일주기 리듬과 수면 유사 행동이 어떻게 변화하는지 평가한 연구들이 축적되고 있다(López-Olmeda et al., 2006; Vera et al., 2023). 이전 연구 결과는 수온 상승이 단순히 어류의 체내 대사율을 증가시키는 수준을 넘어서 수면-각성 리듬의 위상을 이동시키거나 수면의 연속성을 깨뜨려 수면 분절화(fragmentation)를 유도할 수 있고(Steinhausen et al., 2008; Sandersfeld et al., 2015), 수온 상승이 어류의 활동량 증가뿐만 아니라 휴식 또는 수면 시간대의 선호 온도가 다르다는 점을 볼 때(Table 2), 수온 변화가 행동 리듬의 조절 메커니즘에 직접적인 영향을 미칠 가능성을 시사한다(Papastamatiou et al., 2015).

그러나 지금까지의 실험적 접근은 소수의 모델 어종과 제한된 환경에서만 수행되고 있으며, 실제 산업 현장에 가까운 환경 조건을 반영하거나, 다양한 양식 어종을 대상으로 장기적으로 분석한 연구는 부족하다. 따라서 해양 온난화가 어류의 수면과 활동 리듬에 미치는 영향을 이해하기 위해서는 다양한 양식 어종으로 확장된 체계적인 연구와 실제 산업 현장 조건을 반영한 장기 실험이 필요한 실정이다.

비디오를 이용한 어류 행동 패턴 분석

어류의 행동 패턴을 파악하기 위한 방법으로는 영상 기반 추적, 음향 추적 및 가속도계 등 생리·행동 신호 센서를 활용한 방법이 있다. 이 중 영상 기반 추적은 주로 실험실에서 수행되며 촬영 기법에는 2D (two dimension)와 3D가 있지만(Qian and Chen, 2017), 어류의 일중 활동성 또는 일주기 리듬을 확인하기 위해 대부분 2D 비디오 촬영법을 사용해 왔다(Johansen et al., 2014; Yoshizawa et al., 2015; Zhou et al., 2017; Jaggard et al., 2018; Audira et al., 2019; Kelly et al., 2020; Karaman et al., 2023; Lesku et al., 2024). 이러한 촬영법은 카메라를 수조 상

단에 고정 설치하여 어류의 유영이 주로 수평면에서 이루어지는 평면 운동으로 나타나도록 함으로써(Qian and Chen, 2017), 위치 추적의 정확도를 높일 수 있으며, 수면 반사를 피할 수 있다(Johansen et al., 2014). 또한, 수조의 수심이 깊지 않은 경우 어류의 움직임은 대부분 수평면에서 이루어지기 때문에 2D 촬영법이 효율적이다(Cui et al., 2025). 녹화된 영상은 SwisTrack (Lochmatter et al., 2008), EthoVision XT (Noldus et al., 2001), DeepLabCut (Mathis et al., 2018) 등과 같은 소프트웨어를 통해 개체 위치, 속도, 이동 거리 등의 정량 데이터로 변환되어 이를 기반으로 활동성, 수면-각성 패턴, 일주기 리듬 분석 등에 활용된다(Table 3).

한반도 연안 수산 양식어종에 대한 행동 측정테스트

우리나라의 주요 양식 어종 중 하나인 감성돔(*Acanthopagrus schlegelii*), 참돔(*Pagrus major*) 및 돌돔(*Oplegnathus fasciatus*) 등 국내 돔류는 대부분 남해안 해상 가두리에서 양식이 이루어지고 있다(Hwang et al., 2014). 최근 기후변화로 인한 해수 온 상승과 이산화탄소 농도 증가가 지속적으로 보고되고 있으며(Kim, 2022), 돔류의 양식장이 분포되어 있는 남해안은 다른 해안에 비해 비교적 따뜻한 수온으로 변온성·온수성 어종 어류인 돔류는 이러한 환경 변화의 영향을 직접적으로 받을 가능성이 높다. 실제 해수온 상승 및 해양 산성화 조건에서 돔류의 성장과 생리 기능 저해 사례가 보고된 바 있다(Shim et al., 2013). 그러나, 기존 연구는 주로 수온 변화에 따른 산소 소비율, 성장 속도, 스트레스 반응 등 생산 지표에 초점을 두고 있으며(Jeong et al., 2007; Kim et al., 2011), 행동 및 생리적 리듬 측면에서 수온 변화가 감성돔과 참돔과 같은 어류의 일주기적 활동 리듬과 행동 패턴에 어떤 변화를 유발하는지에 대한 근본적인 이해는 여전히 부족하다. 수온의 상승에 따른 행동 패턴의 변화를 조사하기 위해 일정 공간 내 수용된 감성돔과 참돔을 대상으로 기존 보고된 방법(Audira et al., 2019; Kelly et al., 2020)인 비디

Table 2. Case studies on behavioral responses of fish to water temperature

| Species | Analysis | Reference |
|--|---|------------------------|
| Red seabream <i>Pagrus major</i> | Swimming and behavior analysis under conditions of decreasing temperature from 20°C to 0°C, 2°C (12 h), and 4°C (24 h) | Yoon (2021) |
| Angelfish <i>Pterophyllum scalare</i> | Behavioral analysis under stress conditions due to changes in low temperature (16°C) and high temperature (36°C) | Kim et al. (2021) |
| Coral trout <i>Plectropomus leopardus</i> , Serranidae | Activity and rest behavior analysis at 24°C, 27°C, 30°C and 33°C | Johansen et al. (2014) |
| Zebrafish <i>Danio rerio</i> | Analysis of circadian changes in preferred temperature based on a temperature gradient tank (24–31°C) | Vera et al. (2023) |
| Nile tilapia <i>Oreochromis niloticus</i> | Analysis of circadian changes in preferred temperature based on a temperature gradient tank (26–34°C) | Vera et al. (2023) |
| Rock bream <i>Oplegnathus fasciatus</i> | Behavioral response analysis under LED light source conditions (20°C) with increasing water temperature (1°C increase per day from 20°C to 31°C), decreasing water temperature (1°C decrease per day from 20°C to 10°C) | Heo et al. (2017) |

오 촬영을 활용한 Pilot study를 통해 어류의 일주기적 행동 패턴 연구를 위한 방법론을 소개하고자 한다.

실내 사육 시설에서 어류의 활동성 분석을 위한 Pilot study

개체 및 수조 환경

실험어는 한국해양과학기술원 생물실험동 내 순환여과식 시스템에서 사육 중인 감성돔 1개체(28.5 cm, 382.3 g)와 참돔 1개체(26.5 cm, 366.2 g)를 사용하였다. 감성돔은 2025년 8월 7일부터 12일까지, 참돔은 12일부터 17일까지 각각 연속 촬영하였다. 촬영 전 모든 개체는 20°C 수온 조건에서 어체중의 1.0–1.5% 비율로 배합사료(단백질 함량 52.0%; Daehanfeed Co. Ltd., Incheon, Korea)를 공급하며 순치하였다. 비디오 촬영은 폐쇄 순환형 시스템(Oh et al., 2020) 내 사육 수조(40×40×41 cm)에서 진행하였으며, 용존산소 공급을 위한 유량 2 L/min 조건을 유지하였다. 실험어는 실험 시작 전 48시간 절식을 통해 사료 섭취에 따른 영향을 최소화한 다음 2-phenoxxyethanol (Junsei Chemical Co., Ltd., Koshigaya, Japan) 150 mg/L로 마취시켜 전장과 무게를 측정 후 시스템 내 사육 수조에 수용하였다. 실험 기간 동안 수온은 20°C를 유지하였고 염분과 용존산소는 각각 34.2–34.4 psu와 6.0–6.2 mg/L 범위였으며, 먹이는 공급하지 않았다.

촬영 설정 및 장비

실험이 진행된 수조실은 창문을 통해 유입되는 자연광을 블라인드로 완전히 차단하고, 촬영용 조명을 제외한 모든 조명을 소등하였다. 기존 어류 행동 관찰에서 사용하는 수조 상단 조명 설치 방식(Kelly et al., 2020)은 수면 반사를 유발하므로 본 촬영에서는 수조 하부에서 조명이 들어오도록 light box (Audira et al., 2019)는 35×35 cm 크기의 아크릴 선반 위에 white LED strip (5050 SMD diode)과 IR LED strip (850nm SMD 5050)을 선반 길이에 맞춰 절단한 뒤 서로 교차하도록 배치하였다. 각 LED strip은 동일 종류끼리 4-5줄씩 직렬 연결했으며, 조명 전

원은 안정기에 연결하였다. 조명의 밝기 조절을 위해 안정기와 전원선 사이에 별도의 조광기(dimmer)를 설치하였다. 제작한 light box는 액체 전기 테이프와 방수 실리콘으로 방수 처리해 수조 환경에 적합하도록 하였다. 빛 주기는 12:12 LD (06:00–18:00 light, 18:00–06:00 dark)로 설정하였다. 낮 시간대에는 white LED (light emitting diode) strip을, 밤 시간대에는 IR (Infrared) LED strip이 자동 타이머 콘센트를 통해 점등되도록 구성하였다. 낮 시간대 사육 수조 내 조도는 약 10,000–20,000 lux였다. 빛 확산을 균일하게 만들기 위해 수조 바닥에는 광확산 필름을 부착한 아크릴판을 설치해 어류의 윤곽과 움직임을 선명하게 관찰할 수 있도록 하였다. 아크릴판은 수조 바닥의 구조물이 영상에 노출되는 것을 막아 촬영 품질을 높였다(Fig. 1).

촬영에는 로지텍 웹캠(C922 Pro HD Stream Webcam; Logitech, Suzhou, China)을 사용하였다. 본 웹캠에는 기본적으로 적외선 차단(IR-cut) 필터가 부착되어 있어 야간 IR 촬영이 불가능해 IR-cut 필터를 제거했다. 필터 제거 후 생기는 초점 흐림 문제를 해결하기 위해 렌즈를 시계방향으로 회전시켜 수동으로 초점을 조절하였다. 카메라는 높이 2 m의 삼각대를 활용해 수조 상단으로부터 약 121 cm 높이에 고정된 다음 촬영에 사용하였다.

영상 녹화에는 이전 연구에서 보고된 Open Broadcaster Software (Krandall, 2021)를 사용하였으며, 녹화 파일은 1시간 단위(1280×720 px, 30 fps)로 자동 저장되도록 설정하였다.

비디오 분석 소프트웨어

실험어 수용 직후 24시간과 종료 직전 24시간 동안의 데이터는 분석에서 제외하였다. 최종적으로 감성돔 3일, 참돔 4일의 연속 영상 데이터를 기반으로 다양한 분석 접근법을 검토하기 위해 예비 분석을 수행하였다. 영상 분석에는 DeepLabCut, idTracker (Pérez-Escudero et al., 2014)와 ImageJ (Abramoff et al., 2004)를 사용하였다. 각 프로그램이 제공하는 분석 방식과 데이터 출력 형식을 비교해 활동 리듬을 정량화할 수 있는지 평가하기 위해 크게 두 가지 접근법을 적용하였다. 좌표 기

Table 3. Case studies on video-based behavioral analysis in fish.

| Species | Analysis software and behavioral metrics | Reference |
|---|--|-------------------------|
| Zebrafish <i>Danio rerio</i> | EthoVision XT: Analysis of total distance, average velocity, latency to upper half, time in upper half, zone transitions, number of erratic movement and freezing bouts. | Karaman et al. (2023) |
| | idTracker: frame-by-frame extraction of x-y coordinates ImageJ (FIJI): locomotion activity using the pixel-change method | Audira et al. (2019) |
| Coral trout <i>Plectropomus leopardus</i> | Logger Pro v.3.8.6 (Vernier software): frame-by-frame extraction of x-y coordinates, spontaneous swimming speed (body lengths per second, bl/s), bottom-resting frequency (number of individuals resting motionless >5s) | Johansen et al. (2014) |
| Cavefish <i>Astyanax mexicanus</i> | EthoVision XT 7.1: Swimming distance, waking velocity, sleep duration (inactivity >1 min), sleep bout duration, stimulus response threshold | Yoshizawa et al. (2015) |
| Draughtsboard shark <i>Cephaloscyllium isabellum</i> | Digi: frame-by-frame extraction raw x-y coordinates Matlab: Filters and processes tracking data, classifies behavioral states (active/ quiet wakefulness/ sleep), | Lesku et al. (2024) |

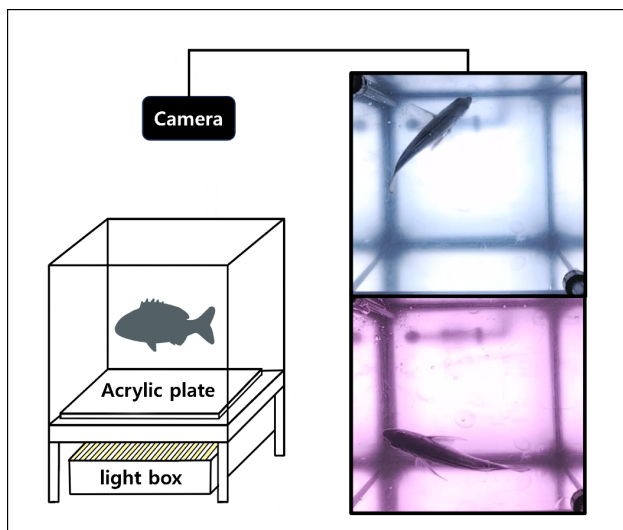


Fig. 1. A light box was placed beneath the tank, and an acrylic plate coated with a light-diffusing film was installed on the tank bottom to ensure even light distribution. The light box was programmed to automatically switch between the white LED strip during the day and the IR LED strip at night according to the set schedule. This setup, connected to the computer controlling the camera, allowed continuous monitoring of fish behavior during both daytime (top) and nighttime (bottom).

반 분석과 픽셀 변화량 기반 분석으로 나누어 각 분석 도구에서 추출한 데이터를 바탕으로 시간대별 활동량을 시각화하고, 일주기적 활동 패턴을 확인할 수 있는지 검토하였다. 모든 분석은 Ryzen 7 PRO 4750G와 32 GB RAM 사양의 컴퓨터로 진행하였다.

DeepLabCut

좌표 기반 분석에는 DeepLabCut을 사용하였다. DeepLabCut은 딥러닝 기반의 동물 행동 분석 소프트웨어로 사용자가 지정한 신체 부위를 라벨링하면 영상 내 각 프레임에서 해당 부위를 자동으로 추적해 좌표 형태의 데이터를 생성한다(Fig. 2). 이 방식은 특정 신체 부위의 위치 변화를 직접 추적하기 때문에 정확도가 높으며, 각 좌표와 함께 0-1의 신뢰도 값도 제공한다. 따라서 지느러미, 꼬리, 머리, 몸통 등 세부 신체 부위의 정량 분석에도 적합하다. 그러나, 영상 길이가 길수록 training set 생성과 분석에 소요되는 시간이 급격히 증가하는 한계가 있다. 분석 효율을 높이기 위해 추적 지점을 머리 1개, 몸통 1개로 단순화하고 1시간 분량의 영상 대상으로 분석을 진행하였다. 해당 영상은 초당 30 fps으로 총 108,000 프레임으로 구성되며, 처리 시간 문제로 1 fps로 변환한 영상을 사용해 총 3,600 프레임의 좌표 데이터를 얻었다. 프레임 수를 줄였음에도 분석에는 약 11시간이 소요되었으며, 결과 파일을 얻기까지 1-2일이 소요되었다. 결과 영상을 확인한 결과 일부 라벨링 부위의 추적이

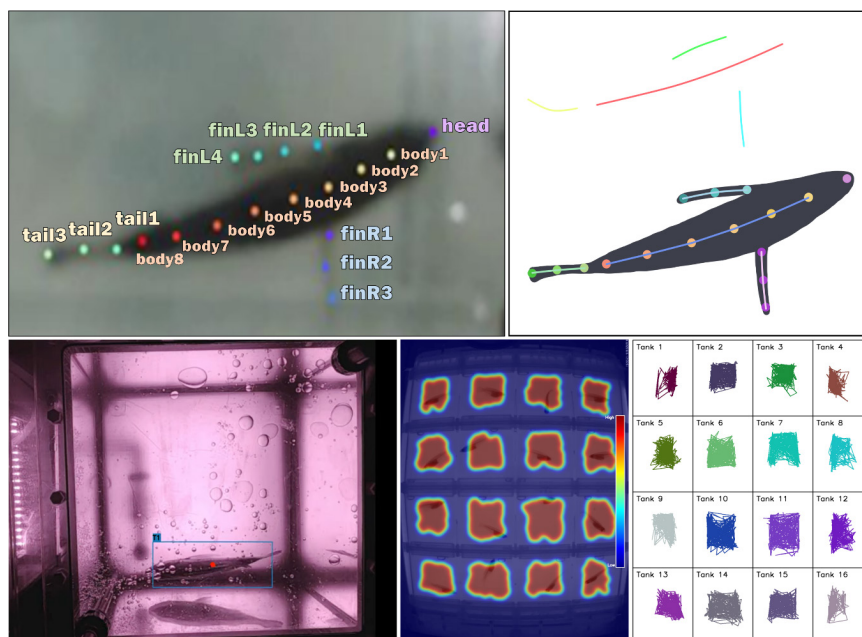


Fig. 2. In the DeepLabCut (upper panel), body parts such as the head, trunk, pectoral fin, and caudal fin were labeled as points (left) and then connected with lines to construct a basic body shape (skeleton). This helps maintain the anatomical structure during tracking and ensures consistent detection of each labeled point. The output provides the x-y coordinates of each body part along with a likelihood score indicating the confidence of each estimate. In the EthoGrid (lower panel), provided tracking videos, trajectory plots, activity plots, activity heatmaps, and coordinate data with confidence of each estimate.

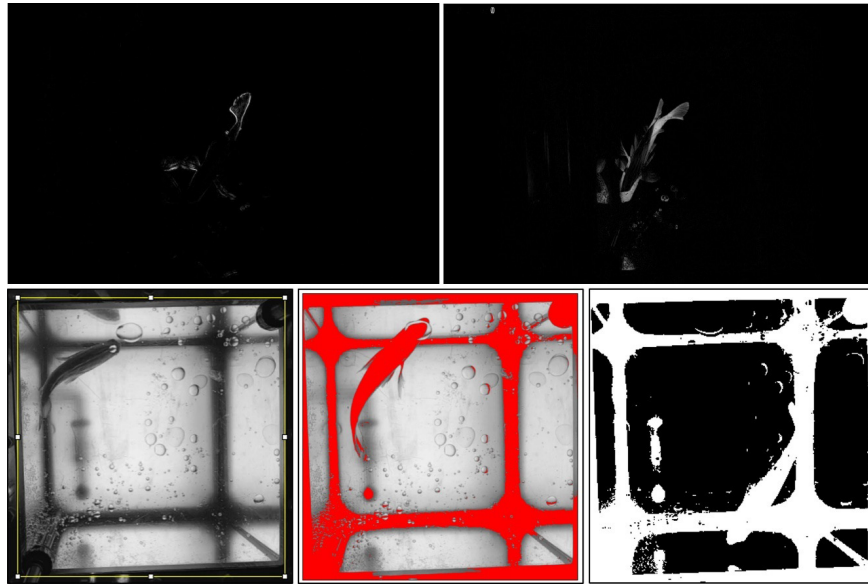


Fig. 3. Frame-based pixel change analysis using Matlab and ImageJ. In the Matlab (upper panel), the right panel shows the diff frame the 1fps video, whereas the left panel shows the diff_frame from the 30fps video. In the ImageJ (lower panel), both the target object and surrounding noise were detected together.

불안정하게 나타나는 것으로 볼 때 DeepLabCut의 정확한 추적 을 위해서 많은 학습량이 필요하다는 것을 알 수 있었다(Scholz et al., 2025). 실제로 DeepLabCut을 활용해 어류 신체 부위나 행동을 추적한 기존 연구들은 대부분 영상 길이의 단위가 분으로 매우 짧았다(Suryanto et al., 2022, Wu et al., 2024). 이는 DeepLabCut이 장시간 영상을 분석하기에는 한계가 있음을 보여 주며, 긴 시간대의 행동 리듬 분석보다는 특정 신체 부위나 특정 행동을 다루는 단기 영상 분석에 적합한 도구로 판단된다.

Matlab

픽셀 변화량 기반 분석에서는 각 프레임을 흑백(grayscale)으로 변환한 뒤, 현재 프레임과 이전 프레임 간의 픽셀 밝기 차이를 계산해 활동량을 추정하였다. 두 프레임 사이의 밝기 차이가 클수록 움직임이 많은 것으로 해석하였다. 분석 정확도를 높이기 위해 ROI (region of interest)를 수동으로 설정해 불필요한 주변 영역과 수조 내 노이즈를 최대한 제거하였다. 먼저 1 fps로 변환한 영상을 사용해 프레임 간 차이를 계산해 만든 차영상 (different frame)을 확인하였다. 어류의 윤곽이 밝은 흰색 영역으로 나타나 이를 통해 어류를 감지하고 프레임 간 차이를 계산할 수 있음을 확인하였으며, 동시에 조명이나 기포가 함께 인식되는 문제도 관찰하였다. 1 fps 변환은 데이터 손실 우려가 있기 때문에 원본 영상(30 fps)을 이용해 동일한 방식으로 픽셀 변화량 분석을 수행하였다. 30 fps 영상에서도 프레임을 grayscale로 변환한 뒤 밝기 차이를 계산하고 차영상을 검토하였다. 그 결과, 1 fps 영상에 비해 어류 인식이 상대적으로 약하게 나타났다 (Fig. 3). 이는 프레임 속도 증가로 인한 프레임 간 변화 감소, 그

리고 조명 및 기포 등의 노이즈 영향 때문으로 판단된다. 데이터의 손실을 방지하고 시간대의 활동 리듬 분석은 높은 프레임 속도가 적합하다. 픽셀 변화량 기반 분석은 영상의 품질에 민감하기 때문에 이전 프레임과의 단순 비교보다 어류가 없는 배경 프레임과 어류가 포함된 프레임을 비교하는 방식이 이용된 바 있다(Kelly et al., 2020). 이러한 점을 고려하면 픽셀 기반 분석은 장시간 영상에서 활동성의 변화를 파악하는 데 유용하지만, 조명 반사, 수조 내 기포, 수조 구조물 등 배경 노이즈 제거를 위한 사전 작업 또는 노이즈가 없는 촬영 환경 구축이 필수적이다.

idTracker와 ImageJ

영상 분석 도구 중에는 직접 신체 부위를 지정해 세부 좌표나 픽셀 변화량을 얻는 방식의 소프트웨어가 있는 반면, 개체를 자동으로 인식해 좌표를 추출하거나 프레임 간 밝기 차이를 계산해 움직임을 정량화하는 이미지 기반 분석 도구도 있다.

idTracker는 개체를 인식한 후 이동 궤적과 x, y 좌표를 추출하며, DeepLabCut과 동일하게 좌표의 신뢰도 값을 함께 제공한다. ImageJ는 픽셀 밝기 변화 차이를 기반으로 영상을 정량화하며, stack difference 플러그인과 time series analyzer 플러그인을 활용해 움직이는 개체만을 강조한 후 픽셀 밝기 변화량을 계산하고 자동으로 시계열 데이터를 생성한다. 또한 매크로를 사용하면 처리 속도를 향상시킬 수 있다. 기존 연구에서는 idTracker가 이동거리, 속도 그리고 활동량 등 정밀한 행동 분석에 적합하고, ImageJ는 단순한 움직임 기반 분석에 적합하다는 점이 보고된 바 있다(Audira et al., 2019). idTracker와 ImageJ를 활용해 분석을 시도한 결과, 어류와 수조 구조물이 비슷한

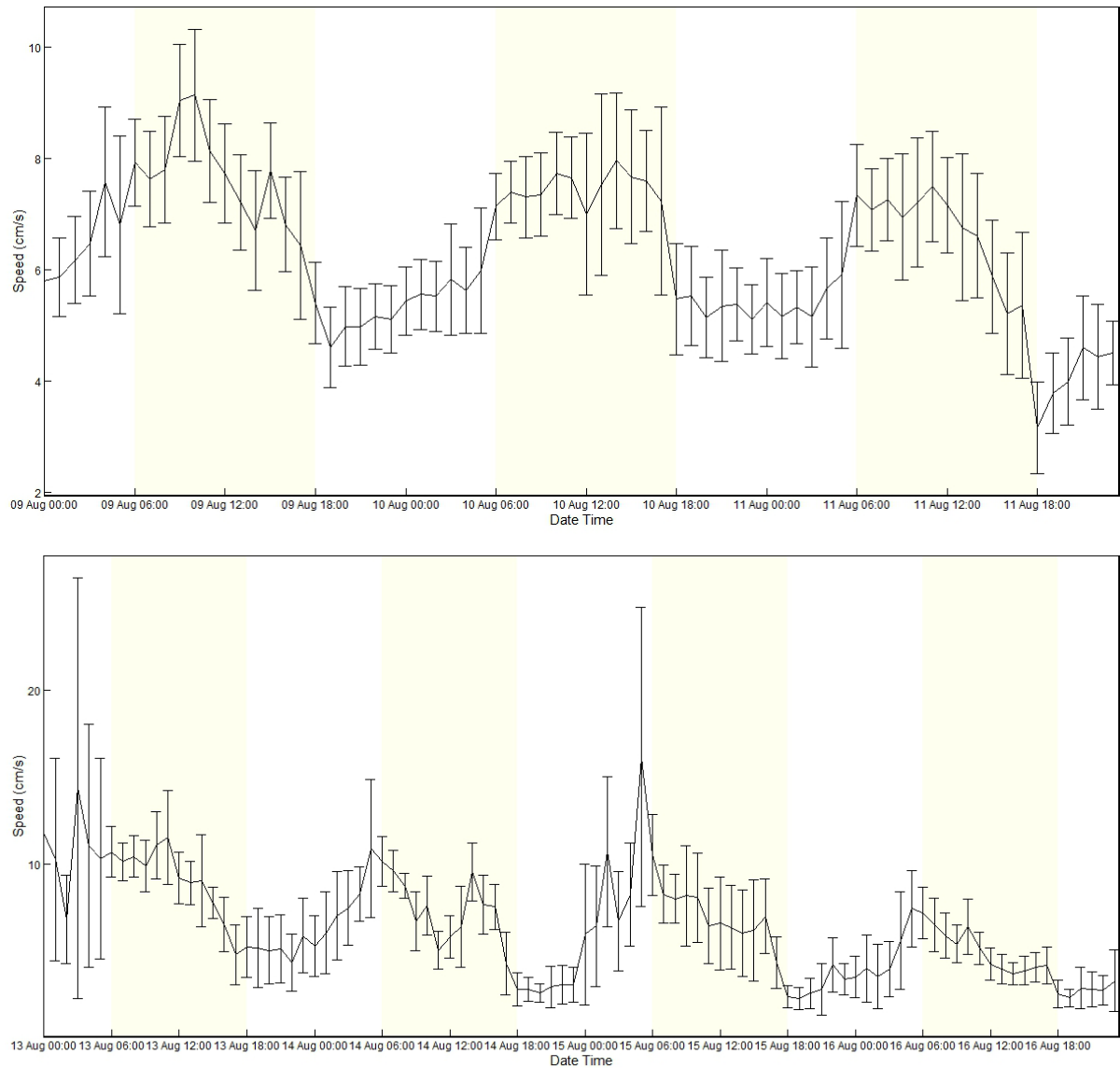


Fig. 4. The plots mean hourly activity rhythms of black seabream (top) and red seabream (bottom). The white background indicates the dark phase (lights off), and the yellow background indicates the phase (lights on).

색상과 명암을 가져 두 소프트웨어 모두 어류와 그림자 및 수조 경계 등을 동일 대상으로 인식해 개체 추적이 불가능하였다 (Fig. 3). 이러한 결과는 자동 인식 기반 소프트웨어가 조명 반사, 그림자, 그리고 배경색 등 환경적 요인에 매우 민감하다는 것을 보여준다.

EthoGrid

YOLO (you only look once) 기반으로 개발된 EthoGrid는 좌표 기반 분석을 자동으로 수행할 수 있는 도구이며, 개발자의 지원을 받아 좌표 데이터를 얻었다 (Fig. 2). 어류의 몸통 중앙점을 좌표 값으로 얻었고, 이 값을 이용해 시간에 따른 활동성의 리

듬을 확인하였다. 1시간 영상(30 fps) 기준으로 총 108,000개의 좌표를 얻었으며, 픽셀 단위의 좌표 값을 실제 거리로 변환하기 위해 수조의 실제 가로 길이인 41 cm를 영상에서의 수조 가로 픽셀 수로 나누어 변환 비율(cm/pixel)을 산출하였다. 이후 프레임 간 위치 변화를 계산해 이동거리와 속도 값을 산출하였다.

속도 데이터를 이용해 감성돔과 참돔의 한시간 평균 활동 패턴을 시각화 하였으며 (Fig. 4), R 패키지 *circacomp* (Parsons et al., 2020)의 *circa_single* 함수를 사용해 각 개체의 일주기 리듬 존재 여부를 분석하였다.

감성돔의 경우 24시간 주기 동안 평균 속도는 6.3 cm/s였고, 진폭(amplitude)은 1.5 cm/s로 나타났다. 이는 하루 동안 속도

가 평균 값을 기준으로 약 ± 1.5 cm/s 범위에서 주기적으로 변동함을 의미한다. 활동량이 가장 높은 시간(peak_time_hours)은 오전 10시였으며, circacompore 모델 계산식에 따라 약 12시간 후인 오후 10시 부근에서 최저 값을 보였다. 분석 결과는 통계적으로 유의하였으며($P < 0.001$), 감성돔은 빛에 따른 뚜렷한 일주기적 활동 리듬을 보였다.

참돔은 24시간 주기 동안 평균 속도 6.5 cm/s, 진폭은 2.8 cm/s로 확인되었다. 속도는 하루 동안 평균 값을 기준으로 ± 2.8 cm/s 범위에서 변화하였다. 최고 속도는 오전 7-8시 사이에 나타났다, 감성돔과 동일하게 참돔도 일정한 낮, 밤 주기에서 뚜렷한 일주기적 활동 리듬을 갖는 것을 알 수 있었다($P < 0.001$).

결과 및 고찰

본 연구에서 어류의 일주기 활동 패턴과 수면 측정 방법을 검토하고, 기존 연구 사례를 바탕으로 국내 양식 어종인 감성돔과 참돔의 일주기적 활동성을 직접 촬영하고 분석하였다. 영상 분석을 통해 두 어종에서 24시간 주기의 활동 리듬을 확인하였으며, 이러한 기초 행동생태 정보는 향후 기후변화에 따른 수온 변화나 먹이 공급 시간과 같은 인위적 조작이 이루어졌을 때 활동 패턴이 어떻게 변화하는지 비교 및 평가하는 데 중요한 기준점이 될 수 있다. 더 나아가 pilot study에서 구축한 촬영 및 분석 체계는 지속 가능한 양식업에서 행동 기반 관리 전략을 수립하는 데 기초 자료로 활용될 가능성을 제시한다.

본 영상 분석에서는 DeepLabCut, ImageJ, 그리고 idTracker 등 다양한 영상 분석 도구를 비교해 분석 효율성과 신뢰도를 평가하였다. 좌표 기반 분석과 픽셀 변화량 기반 분석은 영상 품질에 따라 결과의 안정성이 달라진다. 좌표 기반 분석은 일부 노이즈와 주변 구조물이 존재하더라도 추적이 가능하지만, 픽셀 변화량 기반 분석은 어류와 배경의 밝기 차이가 명확하게 구분되는 영상에서만 안정적으로 작동되는 것을 확인하였다. 이번 촬영한 영상의 특성과 분석 목적을 고려했을 때, 정량적 신뢰도가 높은 방법은 좌표 기반 분석이었다. 하지만, DeepLabCut을 통한 분석은 긴 영상을 분석할 때의 분석 속도 저하 및 학습 부족시 라벨링 추적의 불안정과 같은 기술적 한계가 있음을 확인하였다.

EthoGrid는 YOLO 기반 알고리즘을 사용해 개체 좌표를 자동으로 추출할 수 있어, 대용량 영상에서도 신뢰도 높은 추적 결과를 얻을 수 있었다. EthoGrid로 확보한 좌표 데이터를 circacompore에 적용한 결과, 감성돔과 참돔 모두에서 통계적으로 유의한 일주기 활동 리듬을 확인하였다. 이는 구축한 촬영 및 조명 시스템이 장시간 동안 어류의 활동 리듬을 안정적으로 기록할 수 있음을 보여주며, 좌표 기반 분석과 circacompore 모델이 어류의 장기적 행동 리듬을 확인하는 데 적합하다는 점을 입증한다. 이러한 분석 체계는 앞으로 빛, 수온, 먹이 공급, 조도 변화 등 다양한 zeitgeber가 어류의 일주기 리듬에 미치는 영향을 평가하는 데 활용할 수 있다. 또한, 양식 환경에서 활동 주기 기

반 관리전략을 설계하는 데 실용적인 분석 틀을 제공한다는 의의를 가진다.

일주기 활동 양상에는 다양한 환경 요인이 관여하나, 본 pilot study에서는 실험실 환경 내 빛 조건 유무에 따라 개체들의 이분화된 활동성을 평가하였다. 이러한 촬영 결과를 토대로 실제 자연환경 내 감성돔과 참돔의 일주기에 따른 행동 양상을 이해하고, 이들이 가지고 있는 생태적 특성을 이해하는데 기여할 수 있을 것이다. 다만, 본 촬영 결과를 바탕으로 감성돔과 참돔의 일주기적 행동을 다층적으로 평가하고 일반적 결론을 도출하기에는 폐쇄된 실내 환경에서의 실험이라는 점과 관찰 기반 행동 분석 외 생리 및 대사 활성에 대한 분석 부족 및 관찰 개체 수 부족 등의 한계가 존재한다. 따라서 보다 다각적으로 일주기적 활동성 및 수면 활동에 대한 양상 등 이들의 생태적 특성을 규명하기 위해서는 실제 자연환경 내에서 행동 및 생리 변화를 장기적으로 관찰할 필요가 있다. 이를 바탕으로 향후 연구에서는 체계화된 조건 속에서 이들의 일주기적 리듬에 따른 행동 특성을 정량화된 데이터로 추적하고, 특정 환경요인의 변화에 따른 일주기적 행동 특성의 변화를 비교하여 환경요인이 어류의 일주기적 리듬과 생리 및 생태적 특성에 미치는 영향을 규명하여야 할 것으로 판단된다.

지속가능한 양식업을 위해서는 환경변화에 어류의 생리 및 생태학적 특성이 변화하는 것을 예측하고 관리방안을 마련하는 것이 현 시대에 있어 매우 주요한 과제이다. 실시간 변화하는 환경에 대응하기 위해서는 양식어종이 정상 조건 하에서 이루어지는 일주기적 행동 패턴과 같은 기초적인 생리생태적 정보가 필요하다. Zebrafish *Danio rerio*, Mexican cavefish *Astyanax mexicanus* 등에서 수행된 인공생태가 조성된 수조 내 행동 촬영 및 분석을 통해 다양한 어류가 일정한 빛 조건에서 낮 밤 중 어떤 활동 리듬을 갖는지(Cahill et al., 1988; Hurd et al., 1998; Beale et al., 2013; Yoshizawa et al., 2015), 먹이, 수온, 포식압 등 외부 환경 요인에 따른 일주기의 활동 리듬이 어떻게 변화하였는지 보고된 바 있다(Di Rosa et al., 2024). 이러한 배경을 바탕으로 감성돔과 참돔의 24시간 행동을 직접 촬영하고, 행동 특성을 분석하여 두 어종의 광조건의 변화에 따른 일주기적 활동 패턴의 변화와 같은 기본적인 생물학적 특성을 이해하고자 하였다. 이는 감성돔과 참돔의 자연환경 내 행동 및 생리에 관한 생태적 배경을 확장하는데 기여하며, 나아가 기후변화에 대응한 해양 수산자원 관리 및 보전 전략 수립과 의사결정에 귀중한 기초자료로 활용될 수 있을 것이다.

향후 연구 방향 제언

현재까지의 어류 활동 및 수면 연구는 대부분 개체의 일주기적 활동 패턴을 기반으로 일정 시간 이상의 정지 상태를 비활동 또는 수면 유사 상태로 간주하는 행동 지표 중심의 접근이 이루어져 왔다(Videler et al., 1988; Kelly et al., 2021, 2022). 이러한 연구에서 행동 패턴을 분석하기 위한 방법으로 주로 비디오 기반의 촬영 및 녹화를 통해 개체의 움직임을 관찰하고 정량화

한다. 이러한 비디오 분석 방법은 비교적 간편하고 다양한 종에 적용할 수 있으나, 제약적인 촬영 환경 및 실시간 분석에는 한계가 있다. 따라서 향후 tracking 기술이 더욱 정교해지고 행동 및 생리지표를 자동으로 출력하는 시스템이 개발된다면, 어류의 행동 및 수면 특성의 연구를 양식 산업현장에도 적용하여 행동 모니터링, 스트레스 반응, 임상학적 질병 진단 등에 활용하여 환경 변화에 대한 대응 전략의 수립에 이용할 수 있을 것으로 판단된다.

일부 연구에서는 행동학적 측면의 수면을 측정함과 동시에 멜라토닌 및 코르티솔과 같은 내분비 호르몬, 수면 상태에 관여하는 시계 유전자 등 내인성 요인을 추가로 측정해 수면 행동을 생리적으로 검증하려는 연구가 진행되고 있다(Zhdanova et al., 2001; Seinhausen et al., 2008; Appelbaum et al., 2009; Beale et al., 2013; Sandersfeld et al., 2015; Yoshizawa et al., 2015; Ben-Moshe Livne et al., 2016; Boykin, 2016; Leung et al., 2019; Saha et al., 2020). 그러나 어류 종마다 생리 구조와 반응 양상이 다르며, 물속에 생활하고 눈을 감지 않는 등 다른 척추동물과는 다른 방식으로 수면을 나타내기 때문에 어류의 행동 및 생리적 지표만으로 수면을 정의하는 데에 본질적인 한계가 존재한다. 최근 바이오로깅 기술의 발전에 따라 해수 조건 내에서도 부착 대상 종의 활동뿐만 아니라 심박수, 체온 및 신경 활동과 같은 대사 및 생리 활성을 추적할 수 있게 되었다(Clark et al., 2010; Williams et al., 2012; Martos-Sticha et al., 2019; Watanabe and Papastamatiou, 2023). 체내 전기 신호 및 음향 추적 기술과 연계해 상어와 해파리에게 적용한 사례가 존재하며, 이러한 연구를 통해 같은 종이라도 개체의 행동과 생리 특성이 다르다는 것을 알 수 있다(Alós et al., 2017; Lesku et al., 2024; Martorell-Barceló et al., 2024). 이처럼 해양무척추동물과 어류에서도 행동 관찰과 동시에 수면을 정의할 수 있는 뇌파 분석을 연계하여 수면 행동을 분석한 사례가 점점 늘어나고 있다. 이러한 사례 연구를 통해 어류 질병관리, 적정 수온 및 빛의 세기 등 어류에 적합한 환경을 조성함으로써 생산성을 높이는 기초적인 자료로 활용할 수 있다. 따라서 향후 연구에서는 관찰 기반 행동 변화 분석과 동시에 뇌파 기반 신경생리 신호를 함께 측정하여 어류가 휴식 및 수면 상태에 어떤 신경 활동 패턴을 보이는지를 규명할 필요가 있다. 뿐만 아니라 빛이 없는 환경 조건에서 눈이 퇴화하고 수면이 진화적으로 감소한 Mexican cavefish 연구에서 보고된 유전자와 호르몬 조절 기전을 참고해 멜라토닌, 오텍신, AANAT2 등 수면 조절 내인성 신호들이 어떤 유전적·분자적 경로를 통해 조절되는지 탐구하는 대사전인 연구 접근을 고려할 필요가 있다(Cavallari et al., 2011; Yoshizawa et al., 2015; Jaggard et al., 2018; Mack et al., 2021; Godino-Gimeno et al., 2024). 이와 같은 통합적인 접근은 수면의 진화적 기원과 적응적 의미를 이해함과 동시에 어류의 생리생태 및 행동학적 배경을 확장하는 데 중요한 기반을 마련할 것이다.

사 사

이 성과는 정부(과학기술정보통신부)의 재원으로 한국연구재단(RS-2025-00573168)과 한국해양과학기술원 연구비(PG52420) 지원을 받아 수행된 연구입니다.

References

- Abramoff MD, Magalhães PJ and Ram SJ. 2004. Image processing with ImageJ. *Biophotonics Int* 11, 36-42.
- Albeck N, Udi DI, Eyal R, Shvartsman A and Shein-Idelson M. 2022. Temperature-robust rapid eye movement and slow wave sleep in the lizard *Laudakia vulgaris*. *Commun Biol* 5, 1310. <https://doi.org/10.1038/s42003-022-04261-4>.
- Alós J, Martorell-Barceló M and Campos-Candela A. 2017. Repeatability of circadian behavioural variation revealed in free-ranging marine fish. *R Soc Open Sci* 4, 160791. <https://doi.org/10.1098/rsos.160791>.
- Anafi RC, Kayser MS and Raizen DM. 2019. Exploring phylogeny to find the function of sleep. *Nat Rev Neurosci* 20, 109-116. <https://doi.org/10.1038/s41583-018-0098-9>.
- Appelbaum L, Wang GX, Maro GS, Mori R, Tovín A, Marin W, Yokogawa T, Kawakami K, Smith SJ, Gothilf Y, Mignot E and Mourrain P. 2009. Sleep-wake regulation and hypocretin-melatonin interaction in zebrafish. *Proc Natl Acad Sci USA* 106, 21942-21947. <https://doi.org/10.1073/pnas.906637106>.
- Árnason BB, Þorsteinsson H and Karlsson KÆ. 2015. Absence of rapid eye movements during sleep in adult zebrafish. *Behav Brain Res* 291, 189-194. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2015.05.017>.
- Audira G, Sampurna BP, Juniardi S, Liang ST, Lai YH, Han L and Hsiao CD. 2019. Establishing simple image-based methods and a cost-effective instrument for toxicity assessment on circadian rhythm dysregulation in fish. *Biol Open* 8, bio041871. <https://doi.org/10.1242/bio.041871>.
- Barton BA, Schreck CB and Fowler LG. 1988. Fasting and diet content affect stress-induced changes in plasma glucose and cortisol in juvenile chinook salmon. *Prog Fish Cult* 50, 16-22. [https://doi.org/10.1577/1548-8640\(1988\)050%3C0016:fadcas%3E2.3.co;2](https://doi.org/10.1577/1548-8640(1988)050%3C0016:fadcas%3E2.3.co;2).
- Bass J and Takahashi JS. 2010. Circadian integration of metabolism and energetics. *Science* 330, 1349-1354. <https://doi.org/10.1126/science.1195027>.
- Beale A, Guibal C, Tamai TK, Klotz L, Cowen S, Peyric E, Reynoso VH, Yamamoto Y and Whitmore D. 2013. Circadian rhythms in Mexican blind cavefish *Astyanax mexicanus* in the lab and in the field. *Nat Commun* 4, 2769. <https://doi.org/10.1038/ncomms3769>.
- Ben-Moshe Livne Z, Alon S, Vallone D, Bayley Y, Tovín A, Shainer I, Nisembaum LG, Aviram I, Smadja-Storz S, Fuentes M, Falcón J, Eisenberg E, Klein DC, Burgess

- HA, Foulkes NS and Gothilf Y. 2016. Genetically blocking the zebrafish pineal clock affects circadian behavior. *PLoS Genet* 12, e1006445. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1006445>.
- Biswas AK, Seoka M, Inoue Y, Takii K and Kumai H. 2005. Photoperiod influences the growth, food intake, feed efficiency and digestibility of red sea bream (*Pagrus major*). *Aquaculture* 250, 666-673. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.04.047>.
- Boykin JC. 2016. The behavioral, biochemical and genetic effects of sleep deprivation in zebrafish (*Danio Rerio*). M.S. Thesis, Georgia Southern University, Statesboro, GA, U.S.A.
- Brett JR. 1971. Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Am Zool* 11, 99-113. <https://doi.org/10.1093/icb/11.1.99>.
- Cahill GM, Hurd MW and Batchelor MM. 1998. Circadian rhythmicity in the locomotor activity of larval zebrafish. *NeuroReport* 9, 3445-3449. <https://doi.org/10.1097/00001756-199810260-00020>.
- Cavallari N, Frigato E, Vallone D, Fröhlich N, Lopez-Olmeda JF, Foà A, Berti R, Sánchez-Vázquez FJ, Bertolucci C and Foulkes NS. 2011. A blind circadian clock in cavefish reveals that opsins mediate peripheral clock photoreception. *PLoS Biol* 9, e1001142. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001142>.
- Clark TD, Sandblom E, Hinch SG, Patterson DA, Frappell PB and Farrell AP. 2010. Simultaneous biologging of heart rate and acceleration, and their relationships with energy expenditure in free swimming sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J Comp Physiol B* 180, 673-684. <https://doi.org/10.1007/s00360-009-0442-5>.
- Crawford RM, Gee EM, Dupont DW, Hicks BJ and Franklin PA. 2024. High water temperature significantly influences swimming performance of New Zealand migratory species. *Conserv Physiol* 12, coae047. <https://doi.org/10.1093/conphys/coae047>.
- Cui M, Liu X, Liu H, Zhao J, Li D and Wang W. 2025. Fish tracking, counting, and behaviour analysis in digital aquaculture: A comprehensive survey. *Rev Aquac* 17, e13001. <https://doi.org/10.1111/raq.13001>.
- Di Rosa V, Frigato E, Negrini P, Cristiano W, López-Olmeda JF, Rétaux S, Sánchez-Vázquez FJ, Foulkes NS and Bertolucci C. 2024. Sporadic feeding regulates robust food entrainable circadian clocks in blind cavefish. *iScience* 27, 110171. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2024.110171>.
- Dominoni DM, Åkesson S, Klaassen R, Spoelstra K and Bulla M. 2017. Methods in field chronobiology. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 372, 20160247. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0247>.
- Duboué ER, Keene AC and Borowsky RL. 2011. Evolutionary convergence on sleep loss in cavefish populations. *Curr Biol* 21, 671-676. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.03.020>.
- Elliott J and Elliott JA. 2010. Temperature requirements of Atlantic salmon *Salmo salar*, brown trout *Salmo trutta* and Arctic charr *Salvelinus alpinus*: Predicting the effects of climate change. *J Fish Biol* 77, 1793-1817. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02762.x>.
- Eriksson LO and Veen TV. 1980. Circadian rhythms in the brown bullhead, *Ictalurus nebulosus* (Teleostei). Evidence for an endogenous rhythm in feeding, locomotor, and reaction time behaviour. *Can J Zool* 58, 1899-1907. <https://doi.org/10.1139/z80-259>.
- Garbarino S, Lanteri P, Bragazzi NL, Magnavita N and Scoditti E. 2021. Role of sleep deprivation in immune-related disease risk and outcomes. *Commun Biol* 4, 1304. <https://doi.org/10.1038/s42003-021-02825-4>.
- Gibson RN. 1973. Tidal and circadian activity rhythms in juvenile plaice, *Pleuronectes platessa*. *Mar Biol* 22, 379-386. <https://doi.org/10.1007/BF00391398>.
- Godino-Gimeno A, Leal E, Chivite M, Tormos E, Rotllant J, Vallone D, Foulkes NS, Míguez JM and Cerdá-Reverter JM. 2024. Role of melanocortin system in the locomotor activity rhythms and melatonin secretion as revealed by agouti-signalling protein (asip1) overexpression in zebrafish. *J Pineal Res* 76, e12939. <https://doi.org/10.1111/jpi.12939>.
- Han MS, Kim MS and Hwang BK. 2024. Behavioral changes and stress response of leather carp (*Cyprinus carpio nudus*) caused by repeated acoustic noise in the water tank. *J Korean Soc Fish Ocean Technol* 60, 348-355. <http://doi.org/10.3796/KSFOT.2024.60.4.348>.
- Heo G, Kim MS and Shin HO. 2017. Effect of water temperature and LED lights on the behavior of rock bream (*Oplegnathus fasciatus*). *J Korean Soc Fish Ocean Technol* 53, 240-245. <https://doi.org/10.3796/KSFT.2017.53.3.240>.
- Heo G. 2021. Analysis of fish behavior response to the stimuli of LED red and green light, and pile driving noise. Ph.D. Dissertation, Pukyong National University, Busan, Korea.
- Higham TE, Stewart WJ and Wainwright PC. 2015. Turbulence, temperature, and turbidity: The ecomechanics of predator-prey interactions in fishes. *Integr Comp Biol* 55, 6-20. <https://doi.org/10.1093/icb/icv052>.
- Hossain MAR, Haylor GS and Beveridge MCM. 2001. Effect of feeding time and frequency on the growth and feed utilization of African catfish *Clarias gariepinus* (Burchell 1822) fingerlings. *Aquac Res* 32, 999-1004. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.2001.00635.x>.
- Hur JW, Lee JY and Joo JC. 2018. Effects of noise and vibration on oxygen consumption and ammonia excretion in cultured catfish (*Silurus asotus*). *Ecol Resil Infrastruct* 5, 105-109. <https://doi.org/10.17820/eri.2018.5.2.105>.
- Hurd MW, Debruyne J, Straume M and Cahill GM. 1998. Circadian rhythms of locomotor activity in zebrafish.

- Physiol Behav 65, 465-472. [https://doi.org/10.1016/S0031-9384\(98\)00183-8](https://doi.org/10.1016/S0031-9384(98)00183-8).
- Hwang HK, Son MH, Myeong JI, Kim CW and Min BH. 2014. Effects of stocking density on the cage culture of Korean rockfish (*Sebastes schlegeli*). Aquaculture 434, 303-306. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.08.016>.
- Jaggard JB, Stahl BA, Lloyd E, Prober DA, Duboue ER and Keene AC. 2018. Hypocretin underlies the evolution of sleep loss in the Mexican cavefish. eLife 7, e32637. <https://doi.org/10.7554/eLife.32637>.
- Jeong MH, Kim YS, Min BH and Chang YJ. 2007. Effect of fish number in respiratory chamber on routine oxygen consumption of black porgy *Acanthopagrus schlegeli* reared in seawater or freshwater. J Aquac 20, 121-126.
- Johansen JL, Messmer V, Coker DJ, Hoey AS and Pratchett MS. 2014. Increasing ocean temperatures reduce activity patterns of a large commercially important coral reef fish. Glob Chang Biol 20, 1067-1074. <https://doi.org/10.1111/gcb.12452>.
- Karaman M, Toraman E, Sulukan E, Baran A, Bolat İ, Yıldırım S, Kankaynar M, Ghosigharehagaji A, Budak H and Ceyhun SB. 2023. Fluoride exposure causes behavioral, molecular and physiological changes in adult zebrafish (*Danio rerio*) and their offspring. Environ Toxicol Pharmacol 97, 104044. <https://doi.org/10.1016/j.etap.2022.104044>.
- Kelly ML, Collin SP, Hemmi JM and Lesku JA. 2020. Evidence for sleep in sharks and rays: Behavioural, physiological, and evolutionary considerations. Brain Behav Evol 94, 37-50. <https://doi.org/10.1159/000504123>.
- Kelly ML, Collins SP, Lesku JA, Hemmi JM, Collin SP and Radford CA. 2022. Energy conservation characterizes sleep in sharks. Biol Lett 18, 20210259. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2021.0259>.
- Kelly ML, Murray ERP, Kerr CC, Radford CA, Collin SP, Lesku JA and Hemmi JM. 2020. Diverse activity rhythms in sharks (*Elasmobranchii*). J Biol Rhythms 35, 476-488. <https://doi.org/10.1177/0748730420932066>.
- Kelly ML, Spreitzenbarth S, Kerr CC, Hemmi JM, Lesku JA, Radford CA and Collin SP. 2021. Behavioural sleep in two species of buccal pumping sharks (*Heterodontus portusjacksoni* and *Cephaloscyllium isabellum*). J Sleep Res 30, e13139. <https://doi.org/10.1111/jsr.13139>.
- Kim JG. 2022. Variations in catches of fisheries according to the climate change of Korea. J Soc Disaster Inf 18, 194-201. <https://doi.org/10.15683/kosdi.2022.3.31.194>.
- Kim YJ, No HM and Kim DH. 2021. Analysis and prediction of behavioral changes in angelfish *Pterophyllum scalare* under stress conditions. Korean J Fish Aquat Sci 54, 965-973. <https://doi.org/10.5657/KFAS.2021.0965>.
- Kim YS, Ji SC, Biswas BK, Biswas A, Jeong GS, Murata O and Takii K. 2011. Growth and environmental tolerances (water temperature and low salinity) of hybrid female red sea bream *Pagrus major* × male black sea bream *Acanthopagrus schlegeli*. Kor J Fish Aquat Sci 44, 276-283. <https://doi.org/10.5657/KFAS.2011.0276>.
- Kimmel CB, Ballard WW, Kimmel SR, Ullmann B and Schilling TF. 1995. Stages of embryonic development of the zebrafish. Dev Dyn 203, 253-310. <https://doi.org/10.1002/aja.1002030302>.
- Kondo Y, Kobayashi R, Kobayashi Y and Awata S. 2025. Temporal dynamics of courtship and spawning in medaka under laboratory conditions revealed by 24 h video monitoring. Sci Rep 15, 26576. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-11082-y>.
- Kristandl G. 2021. “All the world’s a stage”-the Open Broadcaster Software (OBS) as enabling technology to overcome restrictions in online teaching. J Learn Teach High Educ 14, 1-16. <https://doi.org/10.21100/compass.v14i2.1241>.
- Krylov VV, Izvekov EI, Pavlova VV, Pankova NA and Osipova EA. 2021. Circadian rhythms in zebrafish (*Danio rerio*) behaviour and the sources of their variability. Biol Rev 96, 785-797. <https://doi.org/10.1111/brv.12678>.
- Lee DC, Won KM, Park MA, Choi HS and Jung SH. 2018. An analysis of mass mortalities in aquaculture fish farms on the Southern Coast in Korea. Ocean Policy Res 33, 1-16. <http://doi.org/10.35372/kmiopr.2018.33.1.001>.
- Lee MO, Kim JK and Kim BK. 2024. Characteristics of sea surface temperature (SST) and sea level rise (SLR) in the Korean coastal waters. J Korean Soc Mar Environ Energy 27, 167-177. <https://doi.org/10.7846/JKOSMEE.2024.27.3.167>.
- Lesku JA, Libourel PA, Kelly ML, Hemmi JM, Kerr CC, Collin SP and Radford CA. 2024. An electrophysiological correlate of sleep in a shark. J Exp Zool A Ecol Integr Physiol 341, 1121-1129. <https://doi.org/10.1002/jez.2846>.
- Leung LC, Wang GX, Madelaine R, Skariah G, Kawakami K, Deisseroth K, Urban AE and Mourrain P. 2019. Neural signatures of sleep in zebrafish. Nature 571, 198-204. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1336-7>.
- Lochmatter T, Roduit P, Cianci C, Correll N, Jacot J and Martinoli A. 2008. Swistrack-a flexible open source tracking software for multi-agent systems. In: Proceeding of the 2008 IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems. Nice, France, 4004-4010. <https://doi.org/10.1109/IROS.2008.4650937>.
- López-Olmeda JF, Madrid JA and Sánchez-Vázquez FJ. 2006. Light and temperature cycles as zeitgebers of zebrafish (*Danio rerio*) circadian activity rhythms. Chronobiol Int 23, 537-550. <https://doi.org/10.1080/07420520600651065>.
- Mack KL, Jaggard JB, Persons JL, Roback EY, Passow CN, Stanhope BA, Ferrufino E, Tsuchiya D, Smith SE, Slaughter BD, Kowalko J, Rohner N, Keene AC and McGaugh SE. 2021. Repeated evolution of circadian clock dysregulation in cavefish populations. PLoS Genet 17, e1009642. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1009642>.

- Martorell-Barceló M, Aspillaga E, Barcelo-Serra M, Arlinghaus R and Alós J. 2024. Circadian-related behavioural types in free-living marine fish revealed by high-throughput telemetry. *Anim Behav* 210, 255-274. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2023.12.019>.
- Martos-Sitcha JA, Sosa J, Ramos-Valido D, Bravo FJ, Carmona-Duarte C, Gomes HL, Calduch-Giner JA, Cabruja E, Vega A, Ferrer MA, Lozano M, Montiel-Nelson JA, Afonso JM and Pérez-Sánchez J. 2019. Ultra-low power sensor devices for monitoring physical activity and respiratory frequency in farmed fish. *Front Physiol* 10, 667. <https://doi.org/10.3389/fphys.2019.00667>.
- Mathis A, Mamidanna P, Cury KM, Abe T, Murthy VN, Mathis MW and Bethge M. 2018. DeepLabCut: Markerless pose estimation of user-defined body parts with deep learning. *Nat Neurosci* 21, 1281-1289. <https://doi.org/10.1038/s41593-018-0209-y>.
- Nadermann N, Seward RK and Volkoff H. 2019. Effects of potential climate change-induced environmental modifications on food intake and the expression of appetite regulators in goldfish. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 235, 138-147. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2019.06.001>.
- Noldus LPJJ, Spink AJ and Tegelenbosch RAJ. 2001. EthoVision: A versatile video tracking system for automation of behavioral experiments. *Behav Res Methods Instrum Comput* 33, 398-414. <https://doi.org/10.3758/BF03195394>.
- Norman H, Munson A, Cortese D, Koeck B and Killen SS. 2024. The interplay between sleep and ecophysiology, behaviour and responses to environmental change in fish. *J Exp Biol* 227, jeb247138. <https://doi.org/10.1242/jeb.247138>.
- Oh SY, Jeong YK, Lee GS, Kang PJ and Park HM. 2020. Oxygen consumption and blood physiology of olive flounder (*Paralichthys olivaceus*) subjected to salinity changes. *Korean J Fish Aqua Sci* 53, 620-627. <https://doi.org/10.5657/KFAS.2020.0620>.
- Papastamatiou YP, Watanabe YY, Bradley D, Dee LE, Weng K, Lowe CG and Caselle JE. 2015. Drivers of daily routines in an ectothermic marine predator: Hunt warm, rest warmer?. *PLoS One* 10, e0127807. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127807>.
- Parsons R, Parsons R, Garner N, Oster H and Rawashdeh O. 2020. CircaCompare: A method to estimate and statistically support differences in mesor, amplitude and phase, between circadian rhythms. *Bioinform* 36, 1208-1212. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btz730>.
- Patti CL, Zanin KA, Sanday L, Kameda SR, Fernandes-Santos L, Fernandes HA, Andersen ML, Tufik S and Frussa-Filho R. 2010. Effects of sleep deprivation on memory in mice: Role of state-dependent learning. *Sleep* 33, 1669-1679. <https://doi.org/10.1093/sleep/33.12.1669>.
- Pérez-Escudero A, Vicente-Page J, Hinz RC, Arganda S and De Polavieja GG. 2014. idTracker: Tracking individuals in a group by automatic identification of unmarked animals. *Nat Methods* 11, 743-748. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2994>.
- Pintos S, De Alba G, Lucon-Xiccato T, Campos FG, Sánchez-Vázquez FJ, Bertolucci C and Vera LM. 2024. Circadian modulation of behavioural stress indicators varies between diurnal and nocturnal fish species. *Appl Anim Behav Sci* 281, 106458. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2024.106458>.
- Pittendrigh CS and Minis DH. 1964. The entrainment of circadian oscillations by light and their role as photoperiodic clocks. *Amer Naturalist* 98, 261-294. <https://doi.org/10.1086/282327>.
- Qian ZM and Chen YQ. 2017. Feature point based 3D tracking of multiple fish from multi-view images. *PLoS One* 12, e0180254. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0180254>.
- Randler C. 2014. Sleep, sleep timing and chronotype in animal behaviour. *Anim Behav* 94, 161-166. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.05.001>.
- Revel FG, Saboureaux M, Masson-Pévet M, Pévet P, Mikkelsen JD and Simonneaux V. 2006. Kisspeptin mediates the photoperiodic control of reproduction in hamsters. *Curr Biol* 16, 1730-1735. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.07.025>.
- Rillahan CB, Alcott D, Castro-Santos T and He P. 2021. Activity patterns of anadromous fish below a tide gate: Observations from high-resolution imaging sonar. *Mar Coast Fish* 13, 200-212. <https://doi.org/10.1002/mcf2.10149>.
- Saha S, Singh KM and Gupta BBP. 2020. Season-dependent differential effect of temperature on diurnal rhythm of expression of core clock genes in the pineal organ of an air-breathing catfish, *Clarias gariepinus*. *Rhythm Res* 51, 120-138. <https://doi.org/10.1080/09291016.2018.1525139>.
- Sánchez-Vázquez FJ, Azzaydi M, Martínez FJ, Zamora S and Madrid JA. 1998. Annual rhythms of demand-feeding activity in sea bass: Evidence of a seasonal phase inversion of the diel feeding pattern. *Chronobiol Int* 15, 607-622. <https://doi.org/10.3109/07420529808993197>.
- Sandersfeld T, Davison W, Lamare MD, Knust R and Richter C. 2015. Elevated temperature causes metabolic trade-offs at the whole-organism level in the Antarctic fish *Trematomus bernacchii*. *J Exp Biol* 218, 2373-2381. <https://doi.org/10.1242/jeb.122804>.
- Scholz LA, Mancienne T, Stednitz SJ, Scott EK and Lee CC. 2025. Plug-and-Play automated behavioral tracking of zebrafish larvae with DeepLabCut and SLEAP: Pre-trained networks and datasets of annotated poses. *BioRxiv* 2025.06.04.657938. <https://doi.org/10.1101/2025.06.04.657938>.
- Shahkar E, Kim DJ, Mohseni M, Khara H, Yun H and Bai SC. 2015. Effects of photoperiod manipulation on growth performance and hematological responses of juvenile caspian roach *Rutilus rutilus caspicus*. *Fish Aquat Sci* 18, 51-56. <https://doi.org/10.5657/FAS.2015.0051>.
- Shapiro CM and Hepburn HR. 1976. Sleep in a schooling fish,

- Tilapia mossambica*. *Physiol Behav* 16, 613-615. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(76\)90222-5](https://doi.org/10.1016/0031-9384(76)90222-5).
- Shim JH, Kim KS and Kim SA. 2013. The effects of elevated carbon dioxide in seawater on the early life stages of black sea bream *Acanthopagrus schlegelii*. *Korean J Fish Aquat Sci* 46, 862-867. <https://doi.org/10.5657/KFAS.2013.0862>.
- Siegel JM. 2005. Clues to the functions of mammalian sleep. *Nature* 437, 1264-1271. <https://doi.org/10.1038/nature04285>.
- Sigurgeirsson B, Þorsteinsson H, Sigmundsdóttir S, Lieder R, Sveinsdóttir HS, Sigurjónsson ÓE, Halldórsson B and Karlsson K. 2013. Sleep-wake dynamics under extended light and extended dark conditions in adult zebrafish. *Behav Brain Res* 256, 377-390. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2013.08.032>.
- Steinhausen MF, Sandblom E, Eliason EJ, Verhille C and Farrell AP. 2008. The effect of acute temperature increases on the cardiorespiratory performance of resting and swimming sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J Exp Biol* 211, 3915-3926. <https://doi.org/10.1242/jeb.019281>.
- Stickgold R. 2005. Sleep-dependent memory consolidation. *Nature* 437, 1272-1278. <https://doi.org/10.1038/nature04286>.
- Stopa RM and Hoshino K. 1999. Electrolocation-communication discharges of the fish *Gymnotus carapo* L. (*Gymnotidae: Gymnotiformes*) during behavioral sleep. *Braz J Med Biol Res* 32, 1223-1228. <https://doi.org/10.1590/S0100-879X1999001000008>.
- Suryanto ME, Saputra F, Kurnia KA, Vasquez RD, Roldan MJM, Chen KHC, Huang JC and Hsiao C. D. 2022. Using DeepLabCut as a real-time and markerless tool for cardiac physiology assessment in zebrafish. *Biology* 11, 1243. <https://doi.org/10.3390/biology11081243>.
- Toni M, Angiulli E, Miccoli G, Cioni C, Alleva E, Frabetti F, Pizzetti F, Scalvini FG, Nonnis S, Negri A, Tedeschi G and Maffioli E. 2019. Environmental temperature variation affects brain protein expression and cognitive abilities in adult zebrafish (*Danio rerio*): A proteomic and behavioural study. *J Proteom* 204, 103396. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2019.103396>.
- Vera LM, de Alba G, Santos S, Szewczyk TM, Mackenzie SA, Sánchez-Vázquez FJ and Planellas SR. 2023. Circadian rhythm of preferred temperature in fish: Behavioural thermoregulation linked to daily photocycles in zebrafish and Nile tilapia. *J Therm Biol* 113, 103544. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2023.103544>.
- Videler JJ, Koella WP, Obál F and Schulz H. 1988. Sleep under sand cover of the labrid fish *Coris julis*. In: *Sleep '86*. Koella WP, Obál F, Schulz H and Visser P, eds. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart and New York, 145-147.
- Watanabe YY and Papastamatiou YP. 2023. Biologging and biotelemetry: Tools for understanding the lives and environments of marine animals. *Annu Rev Anim Biosci* 11, 247-267. <https://doi.org/10.1146/annurev-anim-050322-073657>.
- Weber DN and Spieler RE. 1987. Effects of the light-dark cycle and scheduled feeding on behavioral and reproductive rhythms of the cyprinodont fish, medaka, *Oryzias latipes*. *Experientia* 43, 621-624. <https://doi.org/10.1007/BF02126355>.
- Whitney NM, Papastamatiou YP, Holland KN and Lowe CG. 2007. Use of an acceleration data logger to measure diel activity patterns in captive whitetip reef sharks, *Triaenodon obesus*. *Aquat Living Resour* 20, 299-305. <https://doi.org/10.1051/alr:2008006>.
- Williams CT, Barnes BM and Buck CL. 2012. Daily body temperature rhythms persist under the midnight sun but are absent during hibernation in free-living arctic ground squirrels. *Biol Lett* 8, 31-34. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0435>.
- Wu X, Yang S, Cai Z, Song R and Fan S. 2024. Measurement of fish motion parameters based on eeeplabcut. In: *Proceeding of the IEEE 19th Conference on Industrial Electronics and Applications (ICIEA)*. Kristiansand, Norway, 1-5. <https://doi.org/10.1109/ICIEA61579.2024.10664666>.
- Yokogawa T, Marin W, Faraco J, Pézéron G, Appelbaum L, Zhang J, Rosa F, Mourrain P and Mignot E. 2007. Characterization of sleep in zebrafish and insomnia in hypocretin receptor mutants. *PLoS Biol* 5, e277. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0050277>.
- Yoon SJ. 2021. Critical low temperature and response of behavioral tolerance in red seabream *Pagrus major* fingerlings exposed to cold shock. *J Korea Acad Ind Coop Soc* 22, 575-584. <https://doi.org/10.5762/KAIS.2021.22.1.575>.
- Yoshizawa M, Robinson BG, Duboué ER, Masek P, Jaggard JB, O'Quin KE, Borowsky RL, Jeffery WR and Keene AC. 2015. Distinct genetic architecture underlies the emergence of sleep loss and prey-seeking behavior in the Mexican cavefish. *BMC Biol* 13, 15. <https://doi.org/10.1186/s12915-015-0119-3>.
- Zhdanova IV, Wang SY, Leclair OU and Danilova NP. 2001. Melatonin promotes sleep-like state in zebrafish. *Brain Res* 903, 263-268. [https://doi.org/10.1016/S0006-8993\(01\)02444-1](https://doi.org/10.1016/S0006-8993(01)02444-1).
- Zhdanova IV, Yu L, Lopez-Patino M, Shang E, Kishi S and Gue-lin E. 2008. Aging of the circadian system in zebrafish and the effects of melatonin on sleep and cognitive performance. *Brain Res Bull* 75, 433-441. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2007.10.053>.
- Zhou C, Zhang B, Lin K, Xu D, Chen C, Yang X and Sun C. 2017. Near-infrared imaging to quantify the feeding behavior of fish in aquaculture. *Comput Electron Agric* 135, 233-241. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2017.02.013>.